

# ÉCOPHYSIOLOGIE DES HOMÉOTHERMES DE LA FORÊT TROPICALE HUMIDE: LEUR STRATÉGIE ÉNERGÉTIQUE

Yvon LE MAHO

Laboratoire de Physiologie Respiratoire (associé à l'Université Louis Pasteur), Centre National de la Recherche Scientifique, 23 rue Becquerel, 67087 STRASBOURG.

## SUMMARY

A review of existing literature shows that many mammals and birds living in tropical rain forests possess a low basal metabolic rate, a feature which seems to belong to a thermal strategy in which energy saving takes priority. It may be noticed that the ability of a drastic decrease in basal metabolic rate — down to a torpor state — is also found among tropical homeotherms. Heat loss in many tropical mammals occur by thermal polypnea. The case of *Aotus* suggests that tropical homeotherms may have a very narrow thermoneutral zone.

Il est bien évident que pour comprendre la stratégie adaptative d'un animal, une analyse de son bilan énergétique est un complément indispensable de l'étude éco-éthologique. Cependant, au regard de ce que nous savons des homéothermes des régions tempérées, désertiques ou polaires, nos connaissances sur la stratégie adaptative des homéothermes vivant en forêt tropicale humide sont encore relativement réduites.

Néanmoins, les données dont nous disposons maintenant permettent de faire d'intéressantes comparaisons entre des homéothermes de niches écologiques très différentes. Ces comparaisons possibles pour certaines espèces concernent l'évolution du métabolisme de repos en fonction de la température ambiante et le niveau du métabolisme de repos à neutralité thermique. Enfin, on commence à disposer de quelques informations sur le coût énergétique de la locomotion.

Dans ce travail, nous étudierons précisément comment le niveau du métabolisme de repos ou sa variation, peuvent, aussi bien que le mécanisme de lutte contre la chaleur humide ou le mode de vie (diurne ou nocturne), s'intégrer dans une stratégie adaptative des homéothermes tropicaux.

## I. — RAPPELS

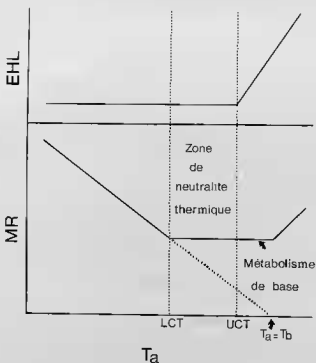
Les «homéothermes» sont des animaux dont la température interne est maintenue à un niveau élevé et plus ou moins constant. On les appelle aussi «endothermes» par opposition aux «ectothermes», animaux dont la température interne est essentiellement liée à celle de l'environnement. La température interne des «poikilothermes» étant élevée lorsqu'ils se trouvent exposés à une température ambiante élevée, c'est pour cela que l'on préfère maintenant les appeler ectothermes.

Lorsqu'un homéotherme est en situation d'équilibre thermique, sa production de chaleur (son «méta-

bolisme») est égale à sa déperdition thermique totale, celle-ci étant la somme des pertes de chaleur par convection, conduction, rayonnement et évaporation. Bien qu'il soit très simplifié, un modèle, le modèle dit «de Scholander» (SCHOLANDER et coll., 1950), s'est révélé très utile pour comparer le niveau métabolique, au repos, de nombreux homéothermes. D'après ce modèle, le métabolisme de repos reste constant et à une valeur minimale (celle correspondant au «métabolisme de base») pour une gamme déterminée de températures ambiantes dite la «zone de neutralité thermique» (Fig. 1). En dessous d'une certaine température ambiante, appelée la «température critique inférieure», la température interne de l'animal ne peut être maintenue constante que par une augmentation du métabolisme de repos. Cette température critique inférieure marque donc la limite inférieure de la zone de neutralité thermique. En dessous de la température critique inférieure, le métabolisme de repos (MR) augmente linéairement en fonction de la température ambiante et, lorsque cette droite est extrapolée pour  $MR = 0$ , la température ambiante correspondante est égale à la température interne de l'animal (Fig. 1).

Lorsque la température ambiante augmente, la limite supérieure de la zone de neutralité thermique est marquée par la «température critique supérieure» (voir Fig. 1); c'est la température ambiante au-dessus de laquelle la déperdition thermique par évaporation (la «perte de chaleur évaporative»), c'est-à-dire la perte de chaleur liée à la sudation ou à la polypnée thermique, augmente (BLIGH et JOHNSON, 1973).

FIG. 1. — Modèle dit «de Scholander» pour l'étude de la relation entre le métabolisme de repos (MR) et la température ambiante ( $T_a$ ); LCT = température critique inférieure, UCT = température critique supérieure,  $T_b$  = température interne. Est indiquée également l'évolution schématisée de la perte de chaleur évaporative (EHL) en fonction de  $T_a$ . Noter que  $T_a$  décroît vers la gauche.



## II. — VALEUR ADAPTATIVE DU MÉTABOLISME DE BASE

Lorsque l'on étudie un homéotherme et que l'on cherche à déterminer un possible aspect adaptatif de sa régulation thermique, le plus simple *a priori* est évidemment de rechercher l'existence d'un éventuel niveau particulier de son métabolisme de base. Pour cela, on compare bien sûr le niveau du métabolisme de base de cet homéotherme à celui d'autres espèces de même masse corporelle. Si ce niveau est significativement différent, on peut alors se demander si cette particularité est propre à l'espèce considérée et/ou à sa niche écologique. Qu'en est-il des homéothermes de la forêt tropicale humide ?

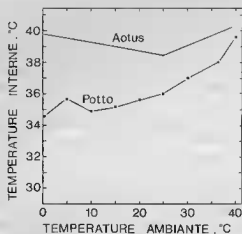
Chez la plupart des mammifères diurnes tropicaux, y compris les grands singes, le métabolisme de base entre dans la même relation allométrique que pour l'homme et les mammifères des régions tempérées (voir Fig. 6 dans HILDWEIN et GOFFART, 1975). Par contre, un métabolisme de base réduit a été observé chez des espèces appartenant à dix ordres mammaliens différents vivant en milieu tropical ou bien dans les régions désertiques chaudes (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981). La première observation importante que l'on peut faire est que ce métabolisme de base réduit n'est donc pas, de toute évidence, une caractéristique exclusive du milieu tropical humide.

Le fait que ce niveau de métabolisme réduit puisse être retrouvé non seulement chez des mammifères dits « primitifs », par exemple chez les prosimiens et marsupiaux (voir DAWSON, 1973; HILDWEIN et GOFFART, 1975; McNAB, 1978; MÜLLER, 1979; WHITTOU et coll., 1977), mais aussi chez des rongeurs, des carnivores et même chez un simien (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981; NOLL-BANHOLZER, 1979) montre qu'il n'a pas un simple caractère évolutif. De même, ces homéothermes sont aussi bien des insectivores, foliovores, frugivores ou carnivores que des animaux à locomotion très lente ou au contraire très rapide, leur métabolisme de base réduit n'est donc pas la simple conséquence d'un régime alimentaire particulier ni d'un caractère métabolique associé à une lente locomotion (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981).

Selon les espèces animales considérées, les homéothermes que l'on peut ranger dans la catégorie de ceux ayant un métabolisme de base réduit ont un métabolisme de base inférieur de 20 à 60 % à celui des autres homéothermes de même taille; et généralement une température inférieure de quelques degrés (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981).

On a souvent considéré comme un caractère primitif l'existence d'un métabolisme de base réduit. En fait, on pense maintenant que cette caractéristique entre au contraire dans une stratégie où l'économie d'énergie

FIG. 2. — Evolution de la température interne en fonction de la température ambiante chez l'Aotus (*Aotus trivirgatus*) et le Potto (*Perodicticus potto*). D'après HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981.

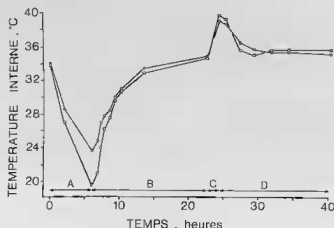


peut apparaître comme une priorité.

Par ailleurs, si l'existence d'un métabolisme de base réduit était interprétée comme un signe d'«infériorité» du point de vue évolutif, il faudrait considérer que les passereaux, qui, parmi les oiseaux, ont un métabolisme de base supérieur à celui des mammifères de même taille (LASIEWSKI et DAWSON, 1967), sont au sommet de l'échelle évolutive!

Enfin, un métabolisme de base réduit n'implique pas nécessairement une température interne réduite, puisque l'on connaît quelques espèces à faible métabolisme de base, qui ont malgré cela une température interne comparable à celle des autres mammifères (ainsi *Aotus*, voir Fig. 2).

FIG. 3.— Evolution de la température interne de deux Paresseux lors de variations de la température ambiante (A = 10°C, B = 30°C et C = 40°C). D'après BRITTON et ATKINSON, 1938, et GOFFART, 1971.



### III. — DIMINUTION DU MÉTABOLISME

Lors de l'exposition au froid ou bien lorsqu'il y a restriction alimentaire, certains homéothermes peuvent avoir une diminution considérable de leur métabolisme de base et de leur température interne. Cette possibilité de réduction importante du métabolisme de base et de la température interne peut d'ailleurs être observée chez des homéothermes ayant déjà un métabolisme de base réduit.

Il est remarquable que cette aptitude qu'ont certains homéothermes à réduire considérablement leur niveau de dépense énergétique, à «entrer en torpeur», se retrouve parmi des animaux tropicaux, aussi bien d'ailleurs chez des mammifères que des oiseaux.

Ainsi la température interne peut atteindre 20°C chez les paresseux *Bradypus* et *Choloepus* exposés au froid (voir Fig. 3). Comme l'existence d'un métabolisme de base réduit, cette attitude à entrer en torpeur ne semble pas correspondre à un caractère primitif mais traduire en fait une excellente adaptation de l'animal à l'épargne énergétique.

Une illustration de cette stratégie est fournie par les observations pourtant déjà anciennes de MORRISON (1945) et WISLOCKI (1933) chez les paresseux. En effet, la température interne de la femelle exposée au froid diminue beaucoup moins lorsqu'elle est gravide (Fig. 4).

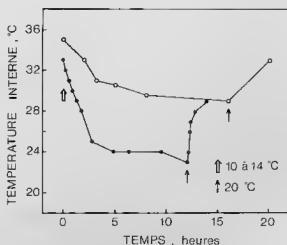
Si l'évolution de la température interne provoquée par l'exposition au froid diffère selon l'espèce et les conditions physiologiques, il faut bien voir que cette baisse de la température interne n'est pas un simple phénomène passif comme cela le serait pour un poïkilotherme. En fait, il y a bien augmentation de métabolisme de repos en dessous de la température critique (voir Fig. 5), mais cette augmentation est plus ou moins importante.

L'intérêt d'une baisse importante du métabolisme de base est considérable pour les homéothermes de petite taille. En effet, plus l'animal est petit et plus son métabolisme de repos par unité de masse est considérable. Ainsi, chez les oiseaux-mouches le métabolisme de repos par unité de masse est environ 25 fois plus élevé que pour les plus gros oiseaux, comme l'autruche. Cela veut dire que, pour simplement vivre, ces oiseaux de petite taille doivent s'alimenter pratiquement en permanence. Or, tous les oiseaux-mouches qui ont été étudiés jusqu'ici sont précisément capables de réduire considérablement leur métabolisme de base; cette réduction est de 60 à 90 %. Cette torpeur survient durant la nuit, quelles que soient la température ambiante et la situation nutritive de l'oiseau-mouche (KRUSER et coll., 1982). Néanmoins, on peut provoquer l'entrée en torpeur de l'oiseau en le privant de nourriture (voir LYMAN, 1982). La température interne de l'animal en torpeur est égale à la température ambiante et diminue avec celle-ci, du moins jusqu'à 18-20°C. En dessous d'une température ambiante de 18-20°C, la température interne est maintenue à cette valeur (KRUSER et coll., 1982).

En dehors des oiseaux-mouches, le phénomène de torpeur a été observé chez des martinets, engoulevents, podargues, colibis (voir KRUSER et coll., 1982; LYMAN, 1982; PRINZINGER et coll., 1981) et des soui-mangas comme *Nectarina mediocris* (CHEKE, 1971).

Du point de vue physiologique, rien ne permet actuellement de différencier la torpeur des oiseaux de celle

FIG 4. — Evolution de la température interne lors de l'exposition au froid chez la femelle de Paresseux, gravide ou non (le début de la période d'exposition à telle ou telle température est indiqué par une flèche). D'après MORRISON, 1945; WISLOCKI, 1933, et GOFFART, 1971.



des mammifères, ni de l'hibernation. Il est donc probable que les mécanismes fondamentaux permettant l'épargne énergétique sont communs à ces différentes situations.

Au froid, on peut aussi observer seulement une très faible augmentation du métabolisme sans qu'il y ait pour cela une baisse de la température interne de l'animal.

Ainsi, chez *Aotus*, alors que la température interne a même tendance à augmenter, on note seulement une faible augmentation du métabolisme de repos aux basses températures ambiantes. A tel point que la température interne extrapolée pour un métabolisme nul est de l'ordre de 50°C (voir Fig. 6). Dans des cas similaires, on a interprété l'existence d'une faible augmentation du métabolisme de repos aux basses températures ambiantes par une baisse importante de la conductance thermique de l'animal en dessous de la température critique. En fait, il semble, comme cela a été montré pour *Aotus* (LE MAHO et coll., 1981), que la faible augmentation du métabolisme de repos aux basses températures ambiantes, puisse résulter tout simplement du comportement de l'animal qui se met «en boule» au froid.

## IV. — LUTTE CONTRE LE CHAUD

Chez de nombreux mammifères vivant en forêt tropicale humide, la perte de chaleur évaporative ne se fait pas par sudation mais par polypnée thermique. Comme, au contraire, ce mécanisme n'existe pas chez l'homme et les grands singes, on a pu le considérer comme correspondant à un mode moins parfait de thermorégulation. En fait, la polypnée thermique est un remarquable mécanisme de déperdition thermique. C'est chez le chien et l'oiseau que ce mécanisme a été le mieux étudié. Il permet à un pigeon de supporter sans difficulté des températures ambiantes de l'ordre de 50°C (voir CALDER et SCHMIDT-NIELSEN, 1967). En zone tropicale humide, il présente l'avantage sur la sudation que les surfaces où se fait l'évaporation se trouvent sous ventilation forcée. Bien sûr, ce mécanisme implique un travail musculaire non négligeable; néanmoins, il a été montré chez le chien comme chez le pigeon que la fréquence habituelle de polypnée correspond à la fréquence de résonance mécanique de l'animal, ce qui réduit évidemment le travail musculaire (voir CRAWFORD, 1962; CRAWFORD et KAMPE, 1971).

FIG. 5. — Evolution du métabolisme de repos des Paresseux *Choloepus hoffmani* (cercles ouverts) et *Bradypus griseus* (croix), à des températures ambiantes variées. La valeur 100 correspond au métabolisme de base de chaque espèce. D'après SCHOLANDER et coll., 1950; ENSER, 1957, et GOFFART, 1971.

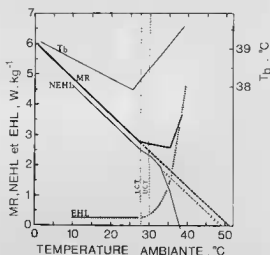
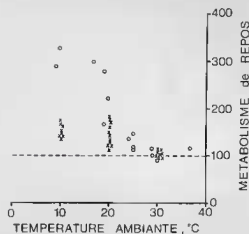


FIG. 6. — Evolution de la température interne ( $T_b$ ), du métabolisme de repos (MR), de la perte de chaleur non évaporative (NEHL) et de la perte de chaleur évaporative (EHL) en fonction de la température ambiante ( $T_a$ ) chez *Aotus*.

## V. — NEUTRALITÉ THERMIQUE ET STRATÉGIE ÉNERGÉTIQUE

Comme on peut le voir pour *Aotus* (Fig. 6), la zone de neutralité thermique des mammifères tropicaux peut être très réduite. Cette caractéristique signifie que l'animal doit augmenter son métabolisme pour une baisse même très légère de la température ambiante ou bien, au contraire, qu'il se trouve très rapidement dans une situation d'hyperthermie lorsqu'il se déplace. Ainsi, indépendamment de tous les autres aspects de son écologie, comme celui de la prédation par exemple, un mammifère tropical peut avoir un avantage certain à être nocturne, cela même si les variations de température ambiante entre le jour et la nuit sont peu élevées dans son biotope.

## VI. — CONCLUSIONS

L'existence d'un métabolisme de base réduit et/ou la possibilité de le réduire considérablement ne s'observent pas seulement chez des homéothermes des régions tempérées et désertiques chaudes. Ce sont de remarquables adaptations que l'on retrouve aussi bien chez de nombreux mammifères et oiseaux de la forêt tropicale humide. Comme le mode de vie nocturne pour les homéothermes tropicaux à zone de neutralité thermique étroite, ces adaptations permettent de définir une stratégie énergétique particulière à de nombreuses espèces.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLIGH (J.) et JOHNSON (K. G.), 1973.—Glossary of terms for thermal physiology. *J. Appl. Physiol.*, 35: 941-961.
- BRITTON (S. W.) et ATKINSON (W. E.), 1938.—Poikilothermism in the sloth. *J. Mammal.*, 19: 94-99.
- CALDER (W. A.) et SCHMIDT-NIELSEN (K.), 1967.—Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the roadrunner. *Am. J. Physiol.*, 213: 883-889.
- CHEKE (R. A.), 1971.—Temperature rhythms in African montane sunbirds. *Ibis*, 113: 500-506.
- CRAWFORD (E. C.) Jr., 1962.—Mechanical aspects of panting in dogs. *J. Appl. Physiol.*, 17: 249-251.
- CRAWFORD (E. C.) Jr. et KAMPE (G.), 1971.—Resonant panting in pigeons. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40A: 549-552.
- DAWSON (T. J.), 1973.—Primitive mammals. In: *Comparative Physiology of Thermoregulation*, G. C. WHITTON (ed.), Academic Press, New York, vol. III.
- ENGER (P. S.), 1957.—Heat regulation and metabolism in some tropical mammals and birds. *Acta Physiol. Scand.*, 40: 161-166.
- GOFFART (M.), 1971.—*Function and Form in the Sloth*. Pergamon Press, Oxford.
- HILDWEIN (G.) et GOFFART (M.), 1975.—Standard metabolism and thermoregulation in a Prosimian *Perodicticus potto*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A: 201-213.
- KRUEGER (K.), PRINZINGER (R.) et SCHUCHMANN (K. L.), 1982.—Torpor and metabolism in hummingbirds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A: 679-689.
- LASIEWSKI (R. C.) et DAWSON (W. R.), 1967.—A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69: 13-23.
- LE MAHO (Y.), GOFFART (M.), ROCHAS (A.), FELBABEL (H.) et CHATONNET (J.), 1981.—Thermoregulation in the only nocturnal simian: the night monkey *Aotus trivirgatus*. *Am. J. Physiol.*, 240 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.* 9): 156-165.
- LYMAN (C. P.), 1982.—Who is who among the hibernators. In: *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*, C. P. LYMAN, J. S. WILLIS, A. MALAN et L. C. H. WANG (eds.), Academic Press, New York.
- McNAB (B. K.), 1979.—The comparative energetics of neotropical marsupials. *J. Comp. Physiol.*, 125B: 115-128.
- MORRISON (P. R.), 1945.—Acquired homeothermism in the pregnant sloth. *J. Mammal.*, 26: 272-275.
- MULLER (E. F.), 1979.—Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucans*, Boddaert 1785). *Comp. Biochem. Physiol.*, 64A: 109-119.
- NOLL-BANHOLZER (U.), 1979.—Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the fennec. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A: 585-592.
- PRINZINGER (R.), GOPPEL (R.), LORENZ (A.) et KULZER (E.), 1981.—Body temperature and metabolism in the redbacked mousebird (*Colius castanotus*) during fasting and torpor. *Comp. Biochem. Physiol.*, 69A: 689-692.
- SCHOLANDER (P. F.), HOCK (R.), WALTERS (V.), JOHNSON (F.) et IRVING (L.), 1950.—Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Woods Hole Mass.*, 99: 237-258.
- WISLOCKI (G. B.), 1933.—Location of the testes and body temperature in mammals. *Quart. Rev. Biol.*, 8: 385-396.
- WHITTON (G. C.), SCAMMEL (C. A.), MANUEL (J. K.), RAND (D.) et LEONG (M.), 1977.—Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucans*). *Arch. Int. Physiol. Biochem.*, 85: 139-151.